ПАРАЗИТОЛОГИЯ, VI, 4, 1972

УДК 595.771

ОБ АВТОГЕННОМ СОЗРЕВАНИИ ЯИЦ У КРОВОСОСУЩИХ МОКРЕЦОВ (DIPTERA, CERATOPOGONIDAE)

В. М. Глухова и В. В. Дубровская

Зоологический институт АН СССР, Ленинград
и Донецкий медицинский институт

Исследованиями в СССР обнаружено 5 автогенных видов из 21 изученных. Детальное изучение на большом материале *Culicoides riethi* и *C. puncticollis* в Иссык-Кульской и Донецкой областях в 1971 г. позволило установить, что у *C. riethi* имеет место 100% автогенность, а *C. puncticollis* — всегда неавтогенный вид. Содержание в лаборатории личинок IV стадии *C. riethi* в чистой воде без пищи показало, что голодание личинок не влияет на процент автогенности вышедших из них самок (он остается равным 100), но снижает плодовитость автогенных кладок у этих самок. Сходные предварительные данные получены и для *C. circumscriptus* и *C. salinarius*.

Гонотрофические отношения у кровососущих двукрылых, как показал на примере *Anopheles* Беклемишев (1940), охватывают всю жизнь взрослой активной самки, подчиняя себе жизненные отправления комара, и представляют комплекс сложных и совершенных физиологических и экологических адаптаций к кровососанию на теплокровных. Одним из проявлений гонотрофических отношений в широком понимании является автогенность, т. е. созревание первой порции яиц у кровососущих двукрылых без сосания крови.

Впервые явление созревания яиц без кровососания у некоторых особей *Culex pipiens* отметил еще Теобальд (Theobald, 1901). Термин «автогенность» был введен Рубо (Roubaud, 1929, 1933), который показал, что часть генерации обособленных популяций *C. pipiens* дает кладки без сосания крови. Дальнейшее изучение показало, что это явление широко распространено и встречается у всех семейств низших кровососущих двукрылых. У комаров: 5 видов *Anopheles*, 16 — *Aedes*, 5 — *Culex*, 4 — *Culiseta*, *Deinocerites cancer*, *Opifex fuscus*, *Tripteroides tasmaniensis*, *Uranotaenia unguiculata* и *Wyeomyia smithi* (Виноградова, 1965). Оно отмечено у мошек *Prosimulium ursinum* (Davies, 1954), *Simulium atricum* (Freeden, 1963), *S. venustum* и *Eusimulium furculatum* (Hocking a. Pickering, 1954), у москитов *Phlebotomus papatasii* (Долматова, 1946), у *Ph. goniezi*, *Ph. panamensis*, *Ph. sanguinarius* (Johnson, 1961), у слепней *Chrysops fuliginosus* (Rockel, 1969).

Из имеющейся литературы по комарам явствует, что автогенность свойственна отдельным популяциям ряда видов, что автогенными является часть особей в автогенных популяциях и что у неавтогенных видов отдельные географические популяции могут быть автогенными. Проявление автогенности зависит от ряда факторов и, как отмечает Виноградова (1965), одним из важнейших является личиночное питание.

Результаты исследований зависимости автогенности от личиночного питания у комаров разноречивы. Многие авторы (Кальченко, 1962; Виноградова, 1965; Mathis, 1940; Shute, 1951; Deduit, 1957) установили, что процентное соотношение автогенных и неавтогенных особей у *Culex pipiens molestus* в лабораторной культуре зависит от обилия пищи. Подобные данные получены и для *C. tarsalis* (Bellamy, Kardos, 1958; Chao, 1958). Другие авторы, однако, выяснили, что бедное личиночное питание уменьшает число яиц, отложенных автогенными самками, но не мешает проявлению автогенности (Gashen, 1932; Hecht, 1933). Де Бук (De Buck, 1935) показал, что личинки *C. pipiens*, воспитывавшиеся на голодном режиме, давали тем не менее автогенных самок.

Клементс (Clements, 1956) в результате детального исследования ворожденных автогенных и неавтогенных самок установил, что больш различий в типе или количестве запасов у них нет, что новорожденн неавтогенные самки имеют достаточно запасов для образования множества яиц и что различия между автогенными и неавтогенными популяциями *C. pipiens* заключаются в гормональном контроле. У автогенных форм гонадотропный гормон выделяется сразу же после выхода самки из куколки, у неавтогенных — после приема крови. К подобным выводам пришел и Чэн (Chen, 1959), и ряд других авторов. Однако и сейчас многие стороны этого явления остаются неясными.

Впервые автогенное развитие первой порции яиц у кровососущих мокрецов было отмечено Амосовой (1956, 1959) у *C. dendrophilus*, Глуховой (1956, 1958а) у *C. circumscriptus* и Кривошеиной (1957) у *C. riethi*. Позднее многие зарубежные авторы обнаружили автогенное созревание яичников у ряда видов (табл. 1).

Таблица 1

Список автогенных видов мокрецов, обнаруженных в зарубежных странах

Вид	Автор, описавший автогенность	Место нахождения
C. gigas и 2 других арктических вида	Downes, 1958a	Арктика, Канада
C. austeni	Murphy, 1961	Африка
C. waringi *C. mackerrasi*	Duce a. Murray, 1967	Австралия
C. barbosai *C. furens*	Linley, 1966	о. Ямайка
C. melleus	Linley, 1969	США, Флорида
C. bermudensis	Williams, 1961	Бермудские о-ва
C. bambusicola	Lee, 1968	Западная Колумбия
C. impunctatus	Boorman a. Goddard, 1970	Англия
Leptoconops bequaerti	Linley, 1968	США
L. kerteszi	Rees, Lawyer a. Winget, 1971	США

Что касается характера проявления автогенности у мокрецов, то и здесь выводы отдельных исследователей различны. Так, Мэрфи (Murphy, 1961) обнаружил у *Culicoides austeni* автогенную и неавтогенную популяции. Однако путаница в систематическом положении этого вида, о которой пишет сам автор, вызывает некоторые сомнения в правильности выводов автора. Ранее Николз (Nicolas, 1953) отметил, что *C. austeni* является неавтогенным видом. Линли и другие (Linley and oth., 1970), обстоятельно изучившие с этой точки зрения *Culicoides furens*, установили 100% круглогодичную автогенность этого вида.

У *Leptoconops becquaerti* Линли (Linley, 1968) установил автогенные и неавтогенные формы, которые различались по длине крыла. «Длиннокрылые» особи всегда неавтогенны, «короткокрылые» всегда автогенны. Рис и другие (Rees and oth., 1971) обнаружили автогенность у другого вида *Leptoconops* — *L. kerteszi* и отметили меньшую численность автогенных кладок.

Таблица 2

Виды мокрецов рода *Culicoides*, изучавшиеся для выявления автогенного развития яиц

Название вида	Автогенный	Неавтогенный	Автор, установивший наличие или отсутствие автогенности и место работы
C. nubeculosus	—	+	Бурылова, 1966 (Пермская обл.); Глухова (Карельская АССР, Белорусская ССР, Ленинградская, Харьковская, Донецкая области); Глущенко, 1969 (верхний бассейн р. Лены)
C. riethi	+	—	Кривошеина, 1957 (Московская обл.); наши данные (Донецкая обл., Приазовье; Киргизская ССР, Иссык-Кульская обл.)
C. puncticollis	—	+	Наши данные (Донецкая обл., Приазовье). Харьковская и Иссык-Кульская области.
C. stigma	—	+	Бурылова, 1966 (Пермская обл.). Глухова (Карельская АССР, Белорусская ССР, Псковская обл.); Глущенко, 1969 (верхний бассейн р. Лены)
C. helveticus	—	+	Глухова (Псковская обл.); Глущенко, 1969 (верхний бассейн р. Лены)
C. circumscriptus	+	+	Глухова, 1956 (Карельская АССР); наши данные
C. salinarius	+	—	Наши данные, Донецкая обл.
C. machardyi	+	—	Глухова (Карельская АССР, Белорусская ССР, Псковская и Иссык-Кульская области)
C. fascipennis	—	+	Глухова (Карельская АССР, Белорусская ССР, Псковская, Харьковская, Донецкая, Иссык-Кульская области); Глущенко, 1969 (верхний бассейн р. Лены)
C. subfascipennis	—	+	Бурылова, 1966 (Пермская обл.); Глухова (Карельская АССР, Белорусская ССР, Донецкая, Иссык-Кульская области)
C. pulicaris	—	+	Бурылова, 1966 (Пермская обл.); Амосова, 1956 (Приморский край); Глухова (Карельская АССР, Белорусская ССР, Ленинградская, Харьковская, Псковская, Донецкая, Иссык-Кульская области); Глущенко, 1969 (верхний бассейн р. Лены)
C. grisescens	—	+	Глухова (Карельская АССР, Псковская обл.); Глущенко, 1969 (верхний бассейн р. Лены)
C. odibilis	—	+	Глухова (Карельская АССР, Белорусская ССР, Псковская, Харьковская, Донецкая области); Глущенко, 1969 (верхний бассейн р. Лены)
C. simulator	—	+	Глущенко, 1969 (верхний бассейн р. Лены)
C. kibunensis (*cubitalis*)	—	+	Глухова, 1956 (Карельская АССР, Белорусская ССР); Глущенко, 1969 (верхний бассейн р. Лены)
C. obsoletus	—	+	Глухова (Карельская АССР, Псковская, Донецкая, Иссык-Кульская области); Глущенко, 1969 (верхний бассейн р. Лены)
C. sinanoensis (*obsoletifomis*)	—	+	Амосова, 1956 (Приморский край)
C. okumensis	—	+	Глущенко, 1969 (верхний бассейн р. Лены)
C. filicinus	+	—	Горностаева и Гачегова — устное сообщение (Саяны)

Таблица 2 (*продолжение*)

Название вида	Автогенный	Неавтогенный	Автор, установивший наличие или отсутствие автогенности и место работы
C. sphagnumensis (*carjalaensis*)	—	+	Глущенко, 1969 (верхний бассейн р. Лены)
C. dendrophilus	+	—	Амосова, 1956 (Приморский край)

В СССР изучению с целью выявления автогенности у мокрецов рода *Culicoides* подвергнут 21 вид (табл. 2). Как видно из табл. 2, из них у 5 видов обнаружена автогенность, а у 16 нет. Все авторы собирали куколок в природе и вылетевших из них самок содержали в лаборатории.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОД

Нами было предпринято детальное изучение автогенности на примере группы *nubeculosus*, группы с широким ареалом, достаточно многочисленной, относительно легко культивируемой в лаборатории, систематическое положение которой и различия между видами с учетом изменчивости достаточно четки (Глухова, 1971).

Наши исследования проводились в Иссык-Кульской области Киргизской ССР, в трех пунктах (двух — на северном берегу и одном — на южном берегу оз. Иссык-Куль) в период с 24 мая по 23 августа 1971 г. и в Донецкой области Украинской ССР в четырех пунктах: в Славянском районе (окрестности пос. Райгородок, пос. Малиновка), в г. Славянске, на берегу оз. Рапное и на побережье Азовского моря в период с 25 апреля по 27 сентября 1971 г. Из природных биотопов собирали личинок и куколок, а вылетевших из них самок содержали в лаборатории. Кроме того, использованы отдельные наблюдения, полученные Глуховой за период с 1957 по 1970 г. в различных районах СССР (табл. 2).

В Иссык-Кульской обл. велись наблюдения над *C. riethi* и *C. puncticollis*. Оба вида выплаживаются в одних и тех же биотопах: 1) пресное, но сильно минерализованное озерцо, вода и ил с резким запахом сероводорода, вблизи пос. Чолпон-Ата; 2) мелководный заиленный участок Тюпского залива оз. Иссык-Куль; 3) небольшой рыбоводный пруд у самого берега Тонского залива оз. Иссык-Куль. Оба вида дают 3 генерации за сезон. Первая генерация вылетела в I декаде июня, II — в конце июня—начале июля, III — в конце августа.

Куколок содержали в лаборатории, где температура колебалась незначительно, и на открытом воздухе, где температурные колебания были значительными (в отдельные дни дневная температура была более 25°, а ночью опускалась до 5°).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Всего за сезон из всех биотопов (основная масса была из пресного озерца в пос. Чолпон-Ата) было выведено из куколок 599 ♀♀. из них 394 *C. riethi* и 215 *C. puncticollis*. У всех ♀♀ *C. riethi* фолликулы развились автогенно (как у содержавшихся на углеводном питании, так и без него). От трех автогенных самок были получены автогенные кладки, из которых получены личинки. Потомство каждой самки воспитывали отдельно. Все самки F_1 были автогенными. В потомстве одной самки F_1 *C. riethi* все вылетевшие ♀♀ F_2, воспитывавшиеся на естественной среде, тоже были автогенными. У *C. puncticollis* все самки оказались неавтогенными. Аналогичная картина наблюдалась у этих видов и в Донецкой области — 100% автогенность у *C. riethi* и полное отсутствие автогенности у *C. puncticollis*; там было выведено из куколок 338 ♀♀ *C. riethi* и 56 ♀♀ *C. puncticollis*. У новорожденных самок *C. riethi* фолликулы были, как правило, на III фазе и реже на II B, у *C. puncticollis* — на N и I. В Московской обл. автогенность *C. riethi* была установлена Кривошеиной (1957). Таким образом, *C. riethi* как в северной, так и южной частях ареала оказался автогенным во все периоды сезона, а *C. puncticollis* — неавтогенным.

Для выяснения влияния личиночного питания на проявление автогенности у *C. riethi* нами были поставлены четыре серии опытов. Личинки в начале IV стадии, собранные из природных биотопов, содержались в лаборатории поодиночке и по несколько экземпляров в чистой воде в часовых стеклах, помещенных в чашки Петри, выстланные влажной фильтровальной бумагой. Оказалось, что из голодавших личинок во всех случаях после окукления вылетели самки, у которых произошло автогенное созревание яичников, но число яиц было меньше, чем у контрольных самок, у которых личинки питались. Результаты приведены в табл. 3,

Таблица 3

Результаты опытов по выявлению влияния личиночного питания на автогенность у *C. riethi*

Номер серии	Генерации	Опыт						Контроль			Соотношение плодовитости контрольных и опытных самок
		дата переноса в чистую воду	окукление	вылет	число вылетевших самок	число яиц		число самок			
						$x \pm S_x$	пределы		$x \pm S_x$	пределы	
I	Весенняя	21 VI	27—30 VI	28 VI—3 VII	12	68.9 + 5.41	56—112	8	205 + 4.32	198—216	33.6%
II		30 VI	3—8 VII	5—11 VII	14	56 ± 4.78	22—89	12	197.1 ± 7.07	140—238	28.4%
III	Летняя	14 VII	21—23 VII	23—25 VII	18	53.1 + 2.40	33—70	21	97.4 + 1.86	81—108	54.5%
IV	Осенняя	9 VIII	13—17 VIII	16—20 VIII	12	61.1 ± 5.38	35—93	6	188.7 ± 11.70	138—237	32.6%

из которой видно, что у самок, вышедших из голодавших личинок, яйцепродукция составляет не более 54.5% от яйцепродукции контрольных самок. Интересно, что наименьшая разница и наименьшая плодовитость наблюдались в III опыте у самок летней генерации. В этот период температуры были наиболее высокими, что вело к более быстрому развитию. Кроме того, при рассмотрении плодовитости опытных и контрольных самок следует учитывать ее индивидуальные вариации. С этой целью нами проверялась плодовитость у автогенных самок, которые развились из одной автогенной кладки в одной чашке Петри на естественной среде. Число яиц, отложенных этими самками, было у F_1 *C. riethi* № 1: 85, 162, 156, 182; 167, 144, 180; у F_1 *C. riethi* № 2 соответственно 102, 114, 181, 149, 191, 161, 154, 166, 128, 179. Наблюдения над голодавшими личинками показали, что, если личинки IV стадии способны окуклиться, они обязательно дадут автогенных самок. Окукление личинок происходило в течение первых 9 дней, после этого срока в массе оставшиеся личинки не могли окуклиться из-за недостаточного накопления резервов. В двух случаях личинки окуклились после двухнедельного голодания, но имаго из них выйти не смогли.

Таким образом, наблюдения над природными самками и результаты лабораторных опытов позволяют заключить, что автогенность у *C. riethi* видовая, закрепленная генетически адаптация, которая проявляется в разных частях ареала, во всех генерациях, во все периоды сезона, причем проявление ее не зависит от личиночного питания. После откладки автогенных яиц самки *C. riethi* пили кровь в лабораторных условиях. И в природе *C. riethi* является злостным кровососом. Что же касается размеров, окраски, то автогенные особи *C. riethi* весной более крупные и темноокрашенные и наиболее мелкие и светлоокрашенные в середине лета.

Подобных исследований других видов этой группы — *C. nubeculosus*, *C. stigma*, *C. helveticus* не проводилось, однако многолетние отдельные наблюдения в разных районах страны [Карелия, Ленинградская, Псковская, Харьковская, Донецкая области, Белорусская ССР, (наши данные), Пермская обл. (Бурылова, 1966), верхний бассейн р. Лены (Глущенко, 1969), Приморский край (Амосова, 1956)] приводят к выводу, что перечисленные виды являются неавтогенными и для них неавтогенность, по-видимому, видовой признак.

Кроме группы *nubeculosus*, нами изучалась группа *salinarius*. Содержание в лаборатории вышедших из природных куколок самок *C. circumscriptus* и *C. salinarius* в Донецкой области (из трех разных биотопов) и в Иссык-Кульской области Киргизской ССР показало, что в этих районах *C. circumscriptus* — неавтогенный вид, а *C. salinarius* — автогенный. Отмеченную Глуховой (1956) автогенность *C. circumscriptus*, по-видимому, следует относить к *C. salinarius*. Дело в том, что эти 2 вида близки морфологически и четких различий между ними до последнего времени не установлено, хотя сомнений в видовой самостоятельности этих видов никто не высказывал. Анализ признаков позволил нам обнаружить морфологические отличия между этими видами, в частности в числе зубчиков на мандибулах и максиллах и размерах 3-го членика нижнечелюстного щупика (на это последнее отличие указал Ремм, 1969). Этот вопрос требует дополнительных исследований и будет разобран в отдельной работе, здесь же можно лишь с большой долей вероятности предположить, что и для этих двух видов автогенность и ее отсутствие является видовым признаком.

Что касается *C. machardyi* (вида из группы *salinarius*), то для него также отмечена автогенность в Карелии, Псковской, Донецкой и Иссык-Кульской областях (наши данные). Интересен факт наличия автогенного вида в группе *obsoletus*. Это *C. filicinus* — новый вид, описанный Горностаевой и Гачеговой (по устному сообщению).

ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ табл. 1 и 2 показывает, что автогенность широко распространена у мокрецов и встречается в разных группах или подродах *Culicoides* как у массовых видов (*C. riethi*, *C. austeni*, *C. furens*), так и у редких, малочисленных видов (*C. dendrophilus*, *C. bambusicola*). В то же время автогенных видов значительно меньше — 24% (табл. 2), чем неавтогенных.

Автогенность у мокрецов имеет широкое географическое распространение и встречается в разных зонах от тундры до тропиков. Из биологических особенностей у мокрецов, как и у комаров, отмечена связь автогенности со стеногамностью. *C. riethi* тоже стеногамный вид. Это подтверждает, что автогенные виды являются стеногамными, но в то же время *C. puncticollis* (наши наблюдения) и *C. nubeculosus* (Померанцев, 1932; Downes, 1950; наши наблюдения) — стеногамные виды, но не автогенные.

Автогенность является несомненно полезной адаптацией, которая позволяет виду при неблагоприятных обстоятельствах поддерживать численность популяции, сокращает смертность популяции в результате полетов в поисках добычи и обратно в поисках мест выплода. Даунсом (Downes, 1958a) было высказано предположение об автогенности как об адаптации к суровым условиям Арктики. Однако позднейшие наблюдения показали, что это явление широко распространено географически, а не приурочено к северным районам. К этому можно добавить, что у мокрецов имеются и соответствующие приспособления к неблагоприятным для лёта условиям (в частности сильному ветру), когда у мокрецов происходит нападение в форме наползания (Глухова, 1958б). В условиях круглосуточного освещения нападение в форме наползания может происходить в течение большей части суток. Кроме того, при сильном ветре мокрецы успевают налетать на добычу в перерыве между порывами ветра.

В недавно вышедшей работе Бормана и Годдарда (Boorman a. Goddard, 1970) об автогенности *C. impunctatus* авторы считают, что термин «автогенность» (autogeny) следует уточнить. Что же такое автогенность? Это созревание первой порции яиц без кровососания, т. е. за счет запасов, накопленных на личиночной фазе. Все известные данные об автогенности у кровососущих *Nematocera* и у слепней свидетельствуют о том, что автогенная кладка созревает за счет личиночных резервов и она бывает единственной. Повторные кладки без кровососания невозможны. Таким образом, автогенное созревание яиц — созревание яиц за счет личиночного питания.

Почти все авторы, касаясь вопроса об автогенности, считают его явлением вторичным. Для окончательного решения этого вопроса следует изучить типы имагинального и личиночного питания и резервы, за счет которых происходит созревание половых продуктов у некровососущих семейств. Мокрецы представляют в этом отношении большой интерес из-за значительного разнообразия типов питания (растительноядные, энтомофаги, кровососы теплокровных) (Downes, 1958б). При этом следует учесть, что у основной массы двукрылых вообще созревание половых продуктов происходит за счет личиночного питания в сочетании с имагинальной афагией и редукцией ротовых частей.

Что касается кровососущих *Nematocera* и *Brachycera-Orthorrapha*, то кажется довольно ясным вопрос о растительноядном питании как исходной форме питания имаго. Энтомофагия и кровососание на теплокровных возникли позднее. Эта связь с древним типом питания сохранилась у кровососущих *Nematocera* и сейчас. Действительно, и у комаров *Anopheles* с их менее совершенной гонотрофической гармонией, и у *Aedes* (Детинова, 1942), и у мокрецов *Culicoides* с их более совершенной гонотрофической гармонией (Амосова, 1956, 1959; Глухова, 1956, 1958а) созревание половых продуктов невозможно без предварительного дозревания за счет углеводного питания. За счет последнего живут в природе самки кровососущих *Culicoides*. И в лаборатории их самки могут жить на углеводном питании достаточно долго. Питание кровью для жизни индивида не нужно, оно необходимо только для осуществления репродуктивной функции.

Созревание яиц без дополнительного углеводного питания и, стало быть, самая высокая степень гонотрофической гармонии имеют место лишь у москитов. У новорожденных самок москитов с первыми фолликулами на фазе N и I сразу после питания кровью происходит развитие и созревание яиц (Долматова, 1942). Таким образом, вопрос о происхождении автогенности достаточно сложен и требует всестороннего исследования. Изучение автогенности имеет большое значение для понимания эволюции типов питания, пищевой специализации у низших кровососущих двукрылых и близких к ним семейств. В литературе по разным семействам кровососущих двукрылых достаточно широко распространено представление о факультативности кровососания отдельных видов, а в отношении мошек Рубцовым (1956) высказано предположение о факультативности кровососания у большинства видов мошек.

Подобные выводы нередко не отражают действительной картины и основаны на следующих ошибочных представлениях. Прежде всего двойственный характер питания (углеводное и кровяное питание) не является признаком факультативности кровососания, при этом кровососущие *Nematocera* и *Brachycera-Orthorrapha* остаются облигатными кровососами.

Автогенное созревание I порции яиц служит поводом для заключения об отсутствии кровососания. А между тем известно, что второй автогенной кладки ни у одного представителя *Nematocera* и *Brachycera-Orthorrapha* не наблюдается, а плодовитость их невысокая (не более 200—300) по сравнению с таковой у близких некровососущих семейств (например у *Chironomidae* порядка 1000—2000 и более), у которых имеется действительно только одна кладка. Заметим при этом, что автогенные кладки меньше по числу яиц или равны, но никогда не превышают таковых за счет кровяного питания. Затем недостаточная изученность круга прокормителей приводит нередко к ошибочному заключению об отсутствии или факультативности кровососания у ряда видов. Так, в отношении мокрецов *C. circumscriptus* в литературе было даже высказано предположение, что это некровососущий вид (Becker, 1959). Однако изучение мокрецов, нападающих на птиц, показало (Глухова и Гембицкий, 1965), что он постоянно встречается в птичьих гнездах и является орнитофильным видом. То же можно сказать и о *C. odibilis* — редок на человеке, встречается в гнездах птиц (Глухова и Гембицкий, 1965), а в Японии — это массовый кровосос, нападающий на птиц. *C. sphagnumensis* (=*carjalaensis*) ни разу не отмечен на человеке и животных и обычен в сборах с птиц (наши наблюдения). Иногда заключение об отсутствии кровососания делается по результатам сборов с человека, а между тем на животных нападает значительно большее число видов, чем на человека. И еще одно обстоятельство. Приводимые данные об анатомо-морфологическом строении ротового аппарата, исключающем возможность кровососания, иногда основываются на таких незначительных деталях как отсутствие или уменьшение числа зубчиков на мандибулах и максиллах. На примере мокрецов можно отметить, что редукция зубчиков не препятствует кровососанию. *C. albicans* — кровосос, нападающий на человека и животных, а мандибулы и максиллы этого вида полностью лишены зубчиков.

Что же касается мошек, то здесь трудность изучения гонотрофических отношений усугубляется сложностью и запутанностью их систематики. Кроме того, данные о факультативности кровососания у них (Рубцов, 1956) базируются в значительной мере на сравнении высокой численности преимагинальных фаз и низкой численности нападающих самок. Однако автор не учитывает им же отмеченный факт (Рубцов, 1956) высокой смертности личинок, приводящей к тому, что иногда лишь около 5% личинок IV стадии дают имаго. Такой фактор, как личиночная миграция несомненно приводит к более высокой личиночной смертности у мошек, чем у комаров и мокрецов.

Все сказанное можно заключить словами В. Н. Беклемишева (1951) о том, «что среди прямошовных кровососание есть древнее наследие определенных групп и что вновь на наших глазах оно не возникает; переходов к кровососанию среди некровососущих *Orthorrapha* мы не встречаем» (стр. 153).

Что же касается наличия некрововососущих форм с углеводным имагинальным питанием или афагией, то вопрос о вторичном его происхождении и утрате кровососания представляется нам дискуссионным. Во всяком случае в отношении *Chaoborinae* Мончадским (1936) убедительно доказано, что у этих комаров имаго первично растительноядны. Трудно согласиться и с тем, что *Psychodidae* утратили кровососание.

Большинство исследователей, обнаруживших автогенность у кровососущих *Nematocera*, считают это явление шагом к утрате кровососания. Нам это положение представляется весьма спорным. Попытаемся проанализировать это на примере мокрецов.

Выгодна ли для вида утрата кровососания? У мокрецов, облигатных кровососов, существуют весьма совершенные, возникшие в процессе длительной эволюции приспособления к кровососанию. У них относительно невысокая однократная плодовитость компенсируется повторностью яйцекладок. У облигатного кровососа *C. grisescens* в условиях Карелии установлено наличие четырех гонотрофических циклов (Глухова, 1956), причем в конце августа—середине сентября от 80 до 100% популяции состояло из самок, проходящих повторные гонотрофические циклы, а в конце сентября половина всех самок проделала по два гонотрофических цикла. Численность вида в этот период оставалась достаточно высокой — 2400 экз. на один пятиминутный учет на лошади во II декаде сентября и 600 — в III декаде. Аналогичные данные получены для ряда других видов *Culicoides* (Глухова, 1956; Бурылова, 1966; Глущенко, 1969). Утрата кровососания означает созревание яиц лишь за счет личиночных резервов, т. е. одну яйцекладку, что бесспорно невыгодно для вида. Интересно при этом отметить, что не только у кровососущих *Nematocera*, но и у иксодоидных клещей автогенные кладки меньше по численности, чем за счет кровососания, или равны им (Балашов, 1967). Кроме того, поиски добычи и ее преследование у кровососущих мокрецов в известной степени способствует их расселению и заселению новых личиночных биотопов.

Указанные выше факты скорее свидетельствуют об автогенности как дополнительной, выгодной для вида адаптации к уменьшению смертности во время 1-го гонотрофического цикла и возможности поддерживать какой-то уровень численности вида при отсутствии хозяина, а не тенденцию к утрате кровососания вообще.

Изучение автогенности, как показала Виноградова (1965) на примере комаров, представляет и практический интерес, так как возможность первой автогенной кладки необходимо учитывать при установлении физиологического возраста самок у видов, имеющих эпидемиологическое значение. Сказанное относится и к мокрецам, отдельные виды которых являются переносчиками заболеваний сельскохозяйственных животных и человека.

Литература

Амосова И. С. 1956. Фауна и биология мокрецов рода Culicoides (сем. Heleidae) хвойно-широколиственных лесов юга Приморского края. Автореф. канд. дисс., ЗИН АН СССР, Л. : 3—19.

Амосова И. С. 1959. О гонотрофических отношениях мокрецов рода Culicoides (Diptera, Heleidae). Энтомол. обзор., 38 (4) : 774—789.

Беклемишев В. Н. 1940. Гонотрофический ритм как один из основных принципов биологии малярийного комара. Сб.: Вопросы физиологии и экологии малярийного комара (1) : 3—22.

Беклемишев В. Н. 1951. Паразитизм членистоногих на наземных позвоночных; пути его возникновения. Мед. паразитол., 20 (2) : 151—160, (3) : 233—241.

Балашов Ю. С. 1967. Кровососущие клещи (Ixodoidea) — переносчики болезней человека и животных. Изд. «Наука», Л. : 1—319.

Бурылова А. М. 1966. Фауна и экология кровососущих мокрецов (Diptera, Heleidae) Пермской обл. Автореф. канд. дисс., Пермский гос. унив., Пермь : 3—20.

Виноградова Е. Б. 1965. Автогенное развитие яичников у кровососущих комаров. Зоол. журн., 44 (2) : 210—219.

Глухова В. М. 1956. Фауна и экология мокрецов Карело-Финской ССР. Автореф. канд. дисс., ЗИН АН СССР, Л. : 3—16.

Глухова В. М. 1958а. О гонотрофическом цикле у мокрецов рода Culicoides (Diptera, Heleidae) в Карельской АССР. Паразитол. сб. Зоол. инст. АН СССР, 18 : 239—254.

Глухова В. М. 1958б. О типах нападения мокрецов Culicoides в условиях Карельской АССР. Энтомол. обозр., 37 (1) : 248—251.

Глухова В. М. 1971. О межвидовых отношениях, изменчивости и видовом составе кровососущих мокрецов группы nubeculosus рода Culicoides (Diptera, Ceratopogonidae). Паразитол., 5 (6) : 499—511.

Глухова В. М. и Гембицкий А. С. 1965. О кровососущих мокрецах рода Culicoides (Diptera, Heleidae) из птичьих гнезд. ДАН БССР, 9 (1) : 65—67.

Глущенко Н. П. 1969. Фауна и экология мокрецов (Diptera, Ceratopogonidae) верхнего бассейна р. Лены. Автореф. канд. дисс. Томский гос. унив., Томск: 1—24.

Детинова Т. С. 1942. К вопросу о биологии комаров рода Aedes. Мед. паразитол. и паразитарн. бол., 11 (3) : 44—52.

Долматова А. В. 1942. Жизненный цикл Phlebotomus papatasii (Scopoli). Мед. паразитол. и паразитарн. бол., 11 (3) : 52—70.

Долматова А. В. 1946. О способности к автогенному развитию яичников у Phlebotomus papatasii Scop. Мед. паразитол. и паразитарн. бол., 15 (3) : 58—62.

Кальченко Е. И. 1962. К биологии комара Culex pipiens molestus Forsk. Энтомол. обозр., 41 (1) : 94—98.

Кривошеина Н. П. 1957. Об автогенном созревании яичников у самок Culicoides Latr. Med. паразитол. и паразитарн. бол., 26 (1) : 53.

Мончадский А. С. 1936. Личинки комаров (сем. Culicidae) СССР и сопредельных стран. Определители по фауне СССР, 24. Изд. АН СССР, М.—Л. : 1—379.

Померанцев Б. И. 1932. К морфологии и анатомии гениталий Culicoides (Diptera, Nematocera). Паразитол. сб. Зоол. инст. АН СССР, 3 : 183—212.

Ремм Х. Я. 1969. Сем. Ceratopogonidae (Heleidae) — мокрецы. В кн.: Определитель насекомых Европейской части СССР. Изд. «Наука», Л., 5 (1) : 201—218.

Рубцов И. А. 1956. Питание и факультативность кровососания у мошек (Diptera, Simuliidae). Энтомол. обозр., 35 (4) : 731—751.

Becker P. 1960. Observations on the life cycle and immature stages of Culicoides circumscriptus Kieff. (Diptera, Ceratopogonidae). Proc. Roy. Soc. Edinburgh, 67 (4) : 363—386.

Bellamy R. E. a. Kardos E. H. 1958. A strain of Culex tarsalis Coq. reproducing without blood meal. Mosq. News, 18 (2) : 132—134.

Boorman J. a. Goddard Ph. 1970. Observations on the biology of Culicoides impunctatus Goethg. (Diptera, Ceratopogonidae) in southern England. Bull. Ent. Res., 60 : 189—198.

De Buck A. 1935. Beitrag zur Rassenfrage bei Culex pipiens. Zeitschr. angew. Entomol., 22 : 242—252.

Chao J. 1958. An autogenous strain of Culex tarsalis Coq. Mosquito News, 18 (2) : 134—136.

Chen P. S. 1959. Studies on the protein metabolism of Culex pipiens L. III. A comparative analysis of the protein contents in the larval haemolymph of autogenous and anautogenous forms. J. Insect. Physiol., 3 (4) : 335—344.

Clements A. N. 1956. Hormonal control of ovary development in mosquitoes. J. Exptl. Biol., 33 (1) : 211—224.

Davies L. 1954. Observations on Prosimulium ursinum Edw. at Holandstjord, Norvay. Oikos, 5 (1) : 94—98.

Deduit J. 1957. Etudes sur la ponte par autogènèse des Culicides. II. Donnèes numèriques sur l'acte de ponte chez la femelle fècondèe de Culex pipiens autogenicus Roubaud. Comp. rend. Soc. Biol. (Paris), 151 (5) : 974—977.

Downes J. A. 1950. Habits and life-cycle of Culicoides nubeculosus Mg. Nature, London, 166 : 510—511.

Downes J. A. 1958a. The genus Culicoides (Diptera, Ceratopogonidae) in Canada: an Introductory Review. Proc. 10-th Intern. Congr. Ent., 3 : 801—808.

Downes J. A. 1958b. The feeding habits of biting flies and their significance in classification. Ann. Rev. Entom., 3 : 249—266.

Dyce A. L. a. Murray M. D. 1967. Autogeny in Culicoides waringi Lee and Reye and Culicoides mackerrasi Lee and Reye (Diptera, Ceratopogonidae) from Australia with notes on breeding places and behaviour. J. Austr. Entomol. Soc., 6 (2) : 119—126.

Freeden F. Y. H. 1963. Oviposition in relation to the accumulation of bloodthirsty black flies Simulium (Gnus) arcticum Mall. (Diptera) prior to damaging outbreak. Nature, 200, 4910 : 1024.

Gaschen H. 1932. Influence de la temperature et de la nutrition larvaire sur la development de Culex pipiens (race autogène). Bull. Soc. pathol. exot., 25 (6) : 577—581.

Hecht O. 1933. Die Blutnahrung, die Erzeugung der Eier und die Uberwinterung der Stechmuckenweibchen. Arch. Schifs- u. Tropenhyg., 37 : 125—211.

Hocking B. a. Pickering L. R. 1954. Observations on the bionomics of some northern species of Simuliidae (Diptera). Canad. Journ. Zool., 32 (2) : 99—119.

Johnson P. T. 1961. Autogeny in Panamian Phlebotomus sandflies (Diptera, Psychodidae). Ann. Ent. Soc. Amer., 54 (1) : 116—118.

Lee V. H. 1968. Parthenogenesis and autogeny in Culicoides bambusicola Lutz (Diptera, Ceratopogonidae). Journ. Med. Entom., 5 : 91—93.

Linley J. R. 1966. The ovarian cycle in Culicoides barbosai Wirth and Blanton and C. furens (Poey) (Diptera, Ceratopogonidae). Bull. Entom. Res., 57 : 1—17.

Linley J. R. 1968. Autogeny and polymorphism for wing length in Leptoconops becquaerti (Kieff.) (Diptera: Ceratopogonidae). Journ. Med. Entomol., 5 : 53—66.

Linley J. R. 1969. Studies on Larvae development in Culicoides furens (Poey) (Diptera: Ceratopogonidae). I. Establishment of a Standard Rearing Technique. Ann. Ent. Soc. Amer., 62 (4) : 702—711.

Linley J. R., Evans H. T. and Evans F. D. S. 1970. A quantitative study of autogeny in naturally occuring population of Culicoides furens (Poey) (Diptera: Ceratopogonidae). J. Anim. Ecol., 39 : 169—183.

Mathis M. 1940. Biologie d'une souche de Culex pipiens autogenicus Roubaud 1933 au cours d'un elevage de vingt generations en serie. Bull. Soc. pathol. exot., 33 (3) : 201—207.

Murphy D. H. 1961. Biological species confused under the name Culicoides austeni (C. I. M.). Nature, 192 : 186—187.

Nicolas W. L. 1953. The bionomics at Culicoides austeni vector at Acanthocheilonema perstans in the Cameroons together with notes on C. grahami and other species which my be vectors in some area. Ann. trop. Med. Parasit., 47 (2) : 187—206.

Rees D. M., Lawyer Ph. G. and Winget R. N. 1971. Colonization of Leptoconops kerteszi by anautogenous an autogenous reproduction (Diptera: Ceratopogonidae). J. Med. Entom., 8, 3 : 266—271.

Rockel E. C. 1969. Autogeny in the derrfly Crysops fuliginosus (Diptera: Tabanidae). Journ. Med. Entom., 6 (2) : 140—142.

Roubaud E. 1929. Cycle autogène d'attente et generations hivernales suractive inapparentes chez le moustique commum Culex pipiens. L. Compts. Rend. Acad. Sci. (Paris), 188 (10) : 735—738.

Roubaud E. 1933. Essai syntetique sur la vie de moustique commune (C. pipiens). L'evolution humaine et les adaptions biologiques du moustique. Ann. Sci. Nat. (Zool.), 16 : 5—168.
Shute P. G. 1951. Culex molestus. Trans. Roy. Entom. Soc., London, 102 (7) : 380—382.
Theobald F. V. 1901. A monograph of the Culicidae or mosquitoes. v. I. British Mus. Nat. Hist., London : 1—424.
Wiliams R. W. 1961. Parthenogenesis and autogeny in Culicoides bermudensis Williams, Mosq. News, 21 (2) : 116—117.

ON AUTOGENIC MATURATION OF EGGS OF BLOODSUCKING MIDGES (DIPTERA, CERATOPOGONIDAE)

V. M. Glukhova and V. V. Dubrovskaya

SUMMARY

Investigations undertaken in the USSR have revealed five autogenic of 21 species studied. Detailed studies of *Culicoides riethi* and *C. puncticollis* collected from the Issik-Kul and Donezk districts have established 100% autogenity in *C. riethi* and have shown that *C. puncticollis* is always a non-autogenic species. Maintainance of IVth stage larvae of *C. riethi* in pure water without food has shown that starvation of larvae does not affect the per cent of autogenity of hatched females (it remains 100) but reduces the fecundity of autogenic clutches of same females. Similar preliminary data were obtained for *C. circumscriptus* and *C. salinairus.*

Analysis of autogenity of bloodsucking midges suggests that this is an additional advantageous for species adaptation to decrease mortality during Ist gonotrophic cycle and to maintain the quantity of the species in the absence of the host rather than a tendency to give up bloodsucking as such.